昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, April 2004, 47(2): 198 - 205 ISSN 0454-6296

在转 Bt 基因棉压力下棉铃虫和异色瓢虫的波动性不对称

李 娜[1], 孟 玲[1], 翟保平[1*], 吴孔明[2]
(1. 南京农业大学昆虫学系, 南京 210095; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要: 以取食转 Bt 基因棉的棉铃虫和取食转 Bt 基因棉上的蚜虫的异色瓢虫为研究对象, 结合各自的适合度参数考察了波动性不对称(fluctuating asymmetry, FA)在不同种群中各对称性状间的表现情况。结果表明: 处理组棉铃虫种群的前、中、后足腿节, 前翅肘横脉, 前翅副室短径, 后翅翅长均表现出 FA; 与对照种群比较, 前足腿节与后翅翅长的 FA 值较高。适合度参数测定结果显示, 棉铃虫卵孵化率与成虫寿命显著低于对照种群, 而成虫产卵量和幼虫发育历期与对照种群差异不显著。异色瓢虫取食了转 Bt 基因棉上的蚜虫后对其适合度各参数及各虫龄的捕食功能反应均无不良影响, 其后翅翅长表现出 FA, 但与对照种群的 FA 值无显著差异。FA 的大小与种群适合度间存在一定的联系, 尚需做进一步的分析。

关键词: 转 Bt 基因棉; 棉铃虫; 异色瓢虫; 波动性不对称; 适合度
中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2004)02-0198-08

Fluctuating asymmetry in *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Harmonia axyridis* (Pallas) under the stress of Bt-transgenic cotton

LI Na[1], MENG Ling[1], ZHAI Bao-Ping[1*], WU Kong-Ming[2] (1. Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: The fluctuating asymmetry (FA) in response to the stress of Bt-transgenic cotton was estimated among the different symmetric characters in the cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*, CB) and the Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*, ALB) populations in the laboratory. The CB was reared on transgenic Bt cotton and the ALB was reared on aphids (*Aphis gossypii*) feeding on transgenic Bt cotton. The results indicated that FA was found in fore femur, mid femur, hind femur, two vein sections L1 and L2 in fore wing and hind wing of the CB. The values of FA of fore femur and hind wing were higher than those of the control population. Egg hatchability and adult longevity of the CB were significantly lower than those of the control population. The fitness and predatory function of the ALB were not affected by feeding on aphids on transgenic Bt cotton. FA in hind wing of the ALB was not significantly different with the control population. The investigation showed some positive relationship between FA and fitness of CB and ALB, but more studies will be needed to establish the correlation between FA and fitness of these species. The possibility using FA as a sensitive indicator of the ecological risk of genetically modified crops was discussed.

Key words: Bt-transgenic cotton; *Helicoverpa armigera*; *Harmonia axyridis*; fluctuating asymmetry; fitness

生物种群在其生存环境中经常面临种种环境压力, 这些压力对种群内各个体原有的发育稳定性产生扰动作用, 使其两侧的某些对称性性状出现一定程度的变异, 表现为对个体发育的精确性和对称法则在某种程度上的偏离。根据左右两侧性状特征值之差的分布, Leary 和 Allendorf (1989), Palmer (1994) 及 Polak 和 Trivers (1994) 将生物发育过程中出现的两侧不对称现象分为三种类型, 即单向不对称 (directional asymmetry, DA)、双向不对称 (antisymmetry, AS) 和波动性不对称 (fluctuating asymmetry, FA)。

单向不对称(DA)是指种内个体固定的一侧发

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170613)
作者简介: 李娜, 女, 1979 年生, 陕西西安人, 硕士, 研究方向为昆虫生态与预测预报, E-mail: insectfans@sina.com
* 通讯作者: Author for correspondence, E-mail: bpzhai@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2003-07-20; 接受日期 Accepted: 2004-01-08

育超常(如人类的偏手性)，其两侧偏差呈均数为非零的钟型分布(均数偏向发育超常的一侧)；双向不对称(AS)是指种内个体某一侧发育超常，但出现在哪一侧是随机的(如某些海蟹的巨螯)，其两侧偏差呈均数为零的低峰态分布或双峰分布；波动性不对称(FA)是指相对于两侧对称的细微随机偏离，其特征是两侧偏差的频次分布呈均数为零的正态分布。

DA 和 AS 是在正常发育程序控制下因选择或基因漂移引发的，其变异中至少有一部分是可遗传的，故不适于用作环境压力的指标。而 FA 是由非遗传的发育扰动(developmental disturbance，或 developmental noise)引发的两侧偏离，是发育稳定性(developmental stability)和发育扰动相互作用的结果。这里，发育扰动是指特定环境条件下扰乱个体的精准发育使之偏离正常生长轨迹的一组非遗传的过程，如细胞分裂、生长和形变速率及细胞间生理过程的微小的随机差异、热噪音对酶过程的影响等；而发育稳定性是种群中的个体在其发育过程中对环境扰动和遗传扰动的一种缓冲能力(Palmer and Strobeck，1986；Cuthill *et al*.，1993)。因此，FA 的水平是这种缓冲能力的外在表现(Jones，1987；Merja，1998)，其遗传率极低(Woods *et al*.，1998；Dongen *et al*.，1999)，故可用来指示环境压力(如化学农药、抗虫品种和环境污染等)对生物种群的作用(Clarke，1992；Parsons，1992；Witter and Swaddle，1994)。1980 年代以来，FA 这一指示参数已被广泛应用于保护生物学(Sarre *et al*.，1994)、环境监测(Clarke，1993)、IPM(Naugler and Leech，1994)和害虫抗药性治理(Clarke，1987)等方面的研究。

转基因作物的商品化生产为目标害虫的抗性进化和非靶标生物(包括害虫和天敌)的种群质量提供了高强度的选择压力。室内筛选表明，棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 对 Bt 制剂产生早期抗性的时间是 25 个世代，对 Bt 棉和 Bt + CPTI 双价棉的早期抗性则出现在连续 12 代(沈晋良，1998[1])和 16 代(束春娥等，2001)汰选之后；而河北邱县转 Bt 基因棉只种植 1 年，棉铃虫自然种群中抗性等位基因的频率已达 5.8×10^{-3} 以上(何丹军等，2001)。Hilbeck (1998) 用转 Bt 玉米饲喂欧洲玉米螟并以其作为其捕食性天敌草蛉的食料，结果表明在这种饲养条件下，草蛉死亡率高且发育变慢。Brich (1997) 用转 Bt 马铃薯上的蚜虫作为瓢虫的饲料，发现蚜虫的产卵量减少、未受精卵增加、受精卵死亡率高，而瓢虫的存活时间短。崔金杰和夏敬源(1999，2000)的室内和田间小区试验表明，Bt 棉对捕食性天敌的功能反应影响不大，但使寄生性天敌对棉铃虫幼虫的寄生率和出蜂率明显降低。刘向东等(2002)的室内研究表明，转 Bt + CpTI 基因棉对棉蚜的繁殖力和取食行为有显著的影响，但 Bt 棉对棉蚜无抗性。因此，若用 FA 这一指标判别目标害虫和非靶标生物种群在转基因作物上的发育稳定性，可望更灵敏地反映出目标害虫的抗性进化和转基因作物对非靶标生物的影响程度及非靶标生物种群对转基因作物选择压力的适应。为此，作者在实验室条件下测定了在转 Bt 基因棉的选择压力下棉铃虫种群 FA 的表现情况和取食转 Bt 基因棉上蚜虫的异色瓢虫 FA 的变化情况，以期为转基因作物生态安全评价提供一种简单实用的指示参数。

1　材料与方法

1.1　供试棉花

转 Bt 基因棉为 GK19，由湖北省农科院提供。对照棉花为苏棉 12，由南京神州种业公司提供。

1.2　供试昆虫

供试棉铃虫为 1995 年采自河北，人工饲养多代的敏感品系，室内不接触任何化学杀虫剂。异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 由北京市农林科学院北京蓝德格林生物防治有限公司提供。饲喂异色瓢虫的棉蚜 *Aphis gossypii* 是在江苏省农科院试验田采集后在温室内分别在转 Bt 基因棉和常规棉上罩笼繁殖供试。

1.3　在转 Bt 基因棉选择压力下棉铃虫种群适合度参数的测定

采 GK19 植株刚展开的倒 2 叶，以叶片饲喂法对棉铃虫种群施以一定的抗性选择压力。具体方法参照孟凤霞等(2000)。每张叶片接棉铃虫初孵幼虫 20 头，在 27℃ ± 1℃，光周期 L∶D = 14∶10 的条件下饲喂 3 天后检查幼虫死亡率和存活幼虫龄期，将存活幼虫单管饲养至化蛹，并记录幼虫发育历期和化蛹率。成虫羽化后，采用单对交配的方法，饲以 10% 的蜂蜜水，记录雌蛾每日产卵量、雌雄蛾寿命和卵孵化率。以取食苏棉 12 的棉铃虫作为对照。

[1]沈晋良，1998. 关于棉铃虫对转 Bt 基因棉花具有产生抗性风险的紧急报告. 南京农业大学简报，19(30)：1－2

1.4 异色瓢虫取食不同棉株上的棉蚜后适合度参数的测定

异色瓢虫发育历期、产卵量、功能反应试验均在25℃的光照培养箱内进行，分别以转 Bt 基因棉和常规棉饲养蚜虫作为异色瓢虫的食料。异色瓢虫发育历期的观察：将初孵幼虫单管饲养，每日分三次观察记载各龄蜕皮及化蛹、羽化时间。化蛹后第 4 天称蛹重。将成虫单对饲养，每日观察记载产卵量，单雌产卵量为自开始产卵至持续 40 天中的产卵量总和。异色瓢虫捕食功能反应的测定：将 1～3 龄幼虫在测定前饥饿 12 h，4 龄幼虫和成虫饥饿 24 h，然后按不同密度喂取自转 Bt 基因棉和常规棉上的棉蚜，1 龄设置的密度为 10、15、20、25、30 和 35 头 6 个处理，2 龄为 20、25、30、35、40 和 45 头 6 个处理，3 龄为 60、70、80、90、100 和 110 头 6 个处理，4 龄为 120、140、160、180、200、220 头 6 个处理，成虫为 200、250、300、250、400 和 450 头 6 个处理。24 h 后检查所剩棉蚜量，同时计算功能反应方程的各参数值。

1.5 试虫对称性状的测量

在带有计算机成像系统（CG200 V4.0）的数码解剖镜（SMZ-143）下，使用 MICROSCOPE1 测量软件测量棉铃虫成虫前、中、后足腿节长度，前翅副室短径（L2）长和肘横脉（L1）长及后翅翅长，测量异色瓢虫后翅翅长（图 1）。试验所用样本中雌、雄虫各占一半，每个样本各特征均重复测量 5 次，测量精度为 0.001 mm。所有测量采用双盲法，即各个样品均只标号而无处理设置背景，且测量者不参加试验的其他工作而只负责对称性测定。

1.6 FA 统计及计算方法

1.6.1 FA 的统计判断：根据 Palmer（1994）提出的统计方法，使用双因子方差分析（体侧、个体）中两因素互作方差的显著性进行对称性检测，若差异显著（$P < 0.05$）即对称性状左右间存在差异；再以 Kolmogorov-Smirnov 检验对左右差值的分布进行正态性检验，若差异不显著〔（$P < W$）的值 > 0.05〕则此分布为正态分布，从而排除 AS 的可能；然后对左右差值进行 t 测验，用以检测对称性状左右间差值的均数是否为零，差异显著〔（$P > |T|$）的值 < 0.05〕为 DA，差异不显著则为 FA。以上所有检验均在 SAS 6.12 统计软件中完成（SAS Institute，2000）。

1.6.2 FA 值的计算：利用 Palmer（1994）的公式计算棉铃虫与异色瓢虫各对称性状的 FA 值：$FA = \mathrm{var}(R - L)$。其中 L 为性状左侧的长度，R 为性状右侧的长度，var 为方差函数，即样本方差。

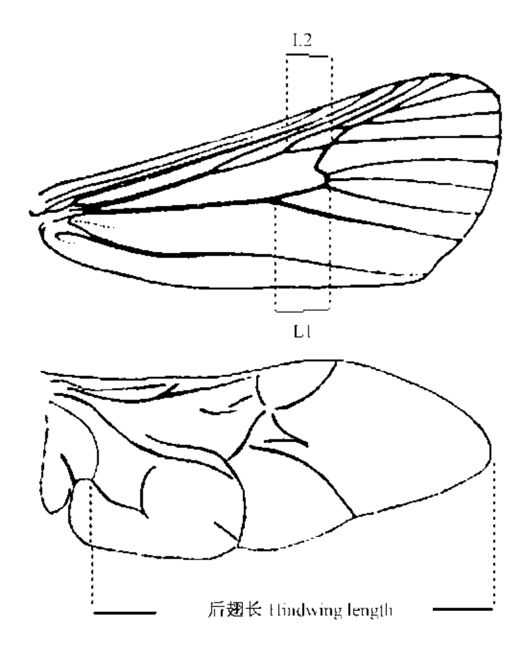


图 1 对称性状选择示意图（上图示棉铃虫前翅的 L1 和 L2，下图示异色瓢虫后翅翅长）

Fig. 1 Traits measured to estimate levels of FA in forewing of *Helicoverpa armigera* (upper) and hindwing length of *Harmonia axyridis* (lower)

2 结果与分析

2.1 在转 Bt 基因棉选择压力下棉铃虫种群的适合度参数

适合度参数测定结果（表 1）显示，与对照种群相比，处理种群的成虫产卵量下降、幼虫发育历期延长，但差异不显著；而处理种群的卵孵化率和成虫寿命均显著低于对照种群。显然，转基因棉对棉铃虫种群的生长发育产生了较大的不利影响。

2.2 异色瓢虫取食不同处理棉蚜后的种群适合度参数

测定结果（表 2）显示，异色瓢虫取食转 Bt 基因棉上的棉蚜后，卵、幼虫、蛹发育历期、蛹重及成虫产卵量与对照组均无显著差异，表明转基因棉对捕食性天敌无明显影响。

2.3 取食不同处理棉蚜对异色瓢虫功能反应的影响

实验结果表明（表 3），处理与对照种群中各虫态的捕食功能反应均符合 HollingⅡ型圆盘方程。从功能反应参数上看，处理与对照种群的捕食量和瞬间攻击率在各虫态间略有差异，但未达显著水平。可见，取食转 Bt 基因棉上的棉蚜对异色瓢虫各虫态的捕食功能并无明显影响。

表 1　在转 Bt 基因棉选择压力下棉铃虫种群的适合度参数

Table 1　Fitness parameters of *Helicoverpa armigera* under stress of Bt-transgenic cotton

参数 Parameters		处理种群 Feeding on Bt cotton		对照种群 CK	
		n	Mean ± *SE*	*n*	Mean ± *SE*
幼虫历期 Larval duration（d）		40	15.5 ± 4.3 a	40	14.3 ± 1.8 a
成虫产卵量（粒）Number of eggs laid/♀		20	1 133.6 ± 422.1 a	18	1 315.1 ± 562.6 a
卵孵化率 Hatchability（%）		1 248	49.6 ± 30.5 a	964	64.1 ± 41.9 b
成虫寿命 Adult life-span（d）	♀	20	8.6 ± 2.1 a	18	10.7 ± 1.6 b
	♂	20	8.3 ± 3.5 a	18	11.5 ± 2.8 b
化蛹率 Rate of pupation（%）		60.5		77.2	

数据后字母不同表示差异显著（LSD 检验，$P < 0.05$），下同。The data followed by different letters show significant difference at $P < 0.05$（LSD test）. The same below.

表 2　异色瓢虫取食不同处理棉蚜后的种群适合度参数

Table 2　Fitness parameters of *Harmonia axyridis* feeding on *Aphis gossypii* aphids on different strains of cotton plants

参数 Parameters	处理种群 Feeding on aphids on Bt cotton		对照种群 CK Feeding on aphids on routine cotton	
	n	Mean ± *SE*	*n*	Mean ± SE
卵历期 Egg duration（d）	39	2.7 ± 0.4 a	35	2.8 ± 0.4 a
幼虫历期 Larval duration（d）	38	11.1 ± 0.9 a	37	11.2 ± 1.1 a
蛹历期 Pupal duration（d）	33	4.1 ± 0.3 a	31	4.2 ± 0.6 a
蛹重 Pupal weight（mg）	40	18.6 ± 3.2 a	44	17.9 ± 6.3 a
成虫产卵量 Number of eggs/♀	15	588.5 ± 139.0 a	15	605.8 ± 107.3a

表 3　异色瓢虫捕食功能反应参数

Table 3　Parameters of functional response of *Harmonia axyridis*

参数 Parameters	a	T_h	N_a	功能反应 Holling equation Ⅱ	
				模型 Model	r
处理 Feeding on the aphids from Bt cotton					
1 龄 1st instar	0.9573	0.0069	146.0	$1/Na = 1.0446/N + 0.0069$	0.9940
2 龄 2nd instar	0.9568	0.0035	286.1	$1/Na = 1.0451/N + 0.0035$	0.9966
3 龄 3rd instar	0.9644	0.0010	1007.1	$1/Na = 1.0370/N + 0.0010$	0.9968
4 龄 4th instar	0.9749	0.0003	2891.8	$1/Na = 1.0258/N + 0.0003$	0.9987
成虫 Adult	0.9613	0.0003	3148.8	$1/Na = 1.0402/N + 0.0003$	0.9976
对照（CK）Feeding on the aphids from routine cotton					
1 龄 1st instar	0.9382	0.0079	125.5	$1/Na = 1.0658/N + 0.0080$	0.9972
2 龄 2nd instar	0.9596	0.0032	307.9	$1/Na = 1.0421/N + 0.0032$	0.9969
3 龄 3rd instar	0.9617	0.0011	946.1	$1/Na = 1.0399/N + 0.0011$	0.9933
4 龄 4th instar	1.0270	0.0033	2993.0	$1/Na = 1.0270/N + 0.0033$	0.9977
成虫 Adult	0.9566	0.0035	2837.6	$1/Na = 1.0454/N + 0.0035$	0.9957

a：瞬时攻击率 Search rate；T_h：处理时间 Handling time；N_a：最大捕食量 Maximal number of attacked aphids；r：相关系数 Correlation coefficient.

表 4　在转 Bt 基因棉选择压力下棉铃虫种群 FA 的统计

Table 4　FA statistics of *Helicoverpa armigera* under stress of Bt-transgenic cotton

性状 Traits	样本数 Sample size	对称性检验 $P > F$ Significant test for asymmetry variation	正态性检验 $P < W$ Normal distribution test	零均数检验 $P > \|T\|$ t-test for zero mean	*FA* 值 $FA = var(R - L)$
处理种群 Feeding on Bt cotton					
前足腿节 Fore femur	41	0.0001	0.2055	0.6651	0.005613
中足腿节 Mid femur	37	0.0001	0.2264	0.4940	0.003023
后足腿节 Hind femur	39	0.0001	0.8868	0.4963	0.005196
前翅副室短径 L2	39	0.0001	0.4393	0.2204	0.009154
前翅肘横脉 L1	36	0.0001	0.9943	0.8310	0.006276
后翅 Hind wing	40	0.0001	0.6330	0.1674	0.153959
对照种群（CK）Feeding on routine cotton					
前足腿节 Fore femur	37	0.0001	0.3617	0.3265	0.003241
中足腿节 Mid femur	39	0.0001	0.0236	0.0773	—
后足腿节 Hind femur	40	0.0001	0.1910	0.5388	0.012331
前翅副室短径 L2	41	0.0001	0.2863	0.2800	0.009712
前翅肘横脉 L1	41	0.0001	0.0001	0.1587	—
后翅 Hind wing	37	0.0001	0.1587	0.9434	0.103161

注：若为非正态分布（($P < W$)的值 < 0.05）或非零均数（($P > |T|$)的值 < 0.05），则排除所测得的不对称为 *FA* 的可能。

Note: The asymmetry will not be *FA* if ($P < W$) < 0.05 or ($P > |T|$) < 0.05.

2.4　在转 Bt 基因棉选择压力下棉铃虫种群 FA 的统计判断

分析结果表明(表 4)，处理种群和对照种群中，6 个具有对称性状的特征其左右间长度的差异均显著大于测量误差。对照种群中除中足腿节和前翅肘横脉未表现出 FA 外，其它四个特征均表现出 FA。处理种群中所有特征都表现出 FA，与对照种群相比，处理种群的前足腿节与后翅的 *FA* 值较高，而前翅副室短径脉与后足腿节的 *FA* 值稍低。

2.5　取食不同处理棉蚜后对异色瓢虫后翅 FA 的统计判断

分析结果(表 5)表明，处理种群与对照种群均表现出 *FA*，对两种群的 *FA* 值进行 *F* 检验，差异不显著($F_{(28,19)} = 1.2119$，$P > 0.05$)。

表 5　异色瓢虫后翅的 FA 统计

Table 5　Statistics for FA of *Harmonia axyridis*

后翅 Hind wing	样本数 Sample size	对称性检验 $P > F$ Significant test for asymmetry variation	正态性检验 $P < W$ Normal distribution test	零均数检验 $P > \|T\|$ t-test for zero mean	*FA* 值 $FA = var(R - L)$
处理种群 Treatment	29	0.0001	0.3034	0.4451	0.005748
对照种群 CK	20	0.0001	0.3484	0.8484	0.004743

3　讨论

3.1　FA 是反映棉铃虫种群对环境压力反应的敏感性指示参数

在转 Bt 基因棉的选择压力下，棉铃虫种群的卵孵化率和成虫寿命都显著低于对照种群，处理种群中所有被测量的特征也均表现出显著的 FA，表明 FA 可作为转基因抗虫棉对棉铃虫种群相对适合度影响的指示参数。陈法军(2001)对不同土壤水分状况下棉铃虫种群的 FA 的研究表明，蛹期土壤浸水使羽化的棉铃虫成虫的对称性状表现出显著的 FA，其中三个关键时期分别是入土后第 2 天(筑蛹室阶段)、第 3 天(预蛹期)和第 10 天(羽化阶段)，这三个阶段的 FA 分别通过中足腿节、后足腿节、前翅副室长径和后翅翅僵表现出来；而且这种 FA 与棉铃虫

种群的适合度之间存在着一定的相关性：FA 与产卵量呈负相关，即棉铃虫的对称性状的 FA 越大，羽化的成虫的产卵量越少。本研究的阶段性结果也表明，随着筛选代数的增加，取食 Bt 棉的棉铃虫种群已表现出 FA 渐降而适合度（存活率和生殖力）渐增的趋势，而且采自不同 Bt 棉种植史（1～5 年）的华北棉区灯下棉铃虫也表现出随 Bt 棉种植时间的增加 FA 渐降的趋势（李娜等未发表资料），这与河北邱县 Bt 棉只种植 1 年但棉铃虫自然种群中抗性等位基因的频率已达 5.8×10^{-3} 以上（何丹军等，2001）的事实相吻合，可见 FA 对转 Bt 基因棉这种环境压力相当敏感。国外的研究表明，FA 方法比常规的生活史参数更加灵敏（在环境压力下对称性的变化要比繁殖力或存活率的变化快得多），而且可将环境压力和遗传压力的影响定量化，同时 FA 的测定和分析都比较简单（仅测量两侧特征值之差即可），不需要昂贵的设备和试剂，使研究和监测成本大大降低。因此，FA 这种生物监测工具可作为转 Bt 基因棉花所造成的生态压力的早期预警指标。

转基因作物的生态风险分析须以长期监测为前提，这不仅要从科学上考虑，还必须全面考虑社会各个方面，尤其是投入-收益问题，过于昂贵的风险分析和监测方法肯定是难于操作的。基于这种考虑，FA 可望成为转基因作物安全性评估的一种方便易用、经济快捷的生态指标。要实现 FA 指标的可操作性，首先需要证明并建立 FA 与环境压力或种群适应能力之间的相关关系，从而可直接将其用作环境压力的强度和持续期的判断依据。本研究目前仍在进行，待筛选的代数足够多之后，有希望能在群体水平上建立起这种相关关系并形成相应的长期监测方法和评判标准。

3.2　对称性状的选择与 FA 的敏感性

在许多有关 FA 的研究报道中都指出，不同的对称性状对环境压力的反应有所不同（Sönke and Steve，1998；陈法军，2001）。在我们的研究中，不同的对称性状在转基因棉的选择压力下也表现出了相异的敏感性。在所测量的取食了转基因棉花的棉铃虫的 6 个特征中，后翅翅长的 *FA* 值最高，而中足腿节的 *FA* 值最低，其他各特征的 *FA* 值也各有高低。对照种群中的情况与此相同。

对称性状左右特征值之差的分布必须同时满足正态分布且均数为零才为 FA。本研究中取食了 Bt 棉的棉铃虫 6 个特征均表现出 FA，而对照种群中除中足腿节与 L2 翅脉外的其他 4 个特征也都表现出了 FA。对照种群的中足腿节与 L2 翅脉的正态性检验的概率分别为 0.0236 和 0.0001，均低于 0.05；但 *t* 测验时其均数与零的差异都不显著，对其峰度与偏度的检验表明并非低峰态分布，因而其不对称并非 AS。对原始数据检查时发现，造成这一现象的原因是个别的极端数据影响了整个正态分布。Palmer（1994）曾指出，这种个别极端数据可能是由于某些机械损伤造成的，应将其去除。据此分别除去了对照种群中的中足腿节与 L2 翅脉原始数据的一个极端值后，它们的的正态性概率分别达到 0.0808 与 0.0783。这说明，在某些情况下，要具体分析引起非正态性的真正原因，以避免一些不必要的统计误差。本试验所用样本中雌、雄虫各占一半，对雌、雄虫左右特征值之差作 *t* 测验，其差异不显著，说明棉铃虫的性别对其 FA 的大小无影响。

Woods 等（2002）在对果蝇的研究中发现，在适宜的生长条件下，果蝇的翅长、翅宽及刚毛数的 *FA* 值均高于在低温等不利条件下的 *FA* 值，其原因可能是由于处理种群的死亡率太高。Antipin 和 Imasheva（2001）也指出，在某种压力下，种群没有表现出高的 *FA* 值，可能是由于不对称的个体在其生长发育的早期具有很高的死亡率。比较取食转基因棉的棉铃虫种群与对照种群的相同特征的 *FA* 值，处理种群的前足腿节与后翅翅长的 *FA* 值大于对照种群，而后足腿节与 L1 翅脉的 *FA* 值低于对照种群。这与理论上环境压力越大 *FA* 值越高不符，其原因可能是：(1) 室内饲虫条件（人工饲料、对照品种及养虫室环境等）并非最佳，棉铃虫的生长繁殖也受到了一定的影响（取食对照棉的棉铃虫虽然死亡率较低，但其化蛹率仅 77%，卵孵化率也只有 64%），因而可能使对这一环境条件敏感的特征表现出了较高的 *FA* 值；(2) 本研究中将 Bt 棉对棉铃虫初孵幼虫的抗性选择压力控制在死亡率 70% 左右，棉铃虫初孵幼虫在取食 Bt 棉后，其死亡率达 77%，这有可能使大量具有较高不对称特性的个体被淘汰，使得我们所测量的都是比较对称的个体。如何将实验中的选择压力和饲养条件调整到最佳水平，尚需我们进一步探索。

3.3　FA 与害虫抗性的关系

Clarke（1987）通过连续多代的观察发现，澳大利亚铜绿蝇 *Lucilia cuprina* 对二嗪农的抗性个体刚出现时，其 *FA* 值明显大于敏感个体的 *FA* 值，此后继续施用二嗪农，抗性个体的 *FA* 值才又逐渐回落。对此，Clarke 认为是由于抗性基因的出现影响了供

试虫的生理生化过程，从而扰乱了正常的发育；而当抗性普遍发生后，通过杀虫剂的持续选择减小了新基因对个体的不利影响，使其趋于稳定的发展。那么，棉铃虫对转基因棉的抗性产生过程与其 FA 间是否也存在某种形式的联系？目前我们正在进行室内连续多代取食 Bt 棉的棉铃虫筛选，希望通过分析 FA 的变化轨迹与棉铃虫种群适合度之间的关系，找出在这种环境压力下较为敏感的特征，并尝试 FA 对田间种群中的标识作用。

3.4 异色瓢虫的适合度参数与 FA

本研究中异色瓢虫取食转 Bt 基因棉上的蚜虫后，其后翅翅长的 FA 虽略大于取食常规棉上蚜虫者，但两者之间并无显著差异，两者的适合度参数及捕食功能反应也无显著差异。这表明转 Bt 基因棉对异色瓢虫没有明显的不利影响，也与 Dogan 等（1996）及崔金杰和夏敬源（2000）的室内试验和田间调查结果相一致。需要说明的是，由于异色瓢虫的日捕食量较大，所以本实验所用样本的数量有限；条件许可的话应增大样本量，样本过小会影响其正态性（Palmer，1994）。

Hideki（1994）发现，异色瓢虫后翅翅长的 FA 与成虫寿命及雄虫交配成功率之间存在显著的负相关，说明 FA 值的大小可以用来指示异色瓢虫的某些适合度参数。异色瓢虫后翅翅长的 FA 与本文中所用的各参数是否也有相同的关系，尚需进一步探讨。

国外对 FA 的研究已有近半个世纪的历史，其应用领域很广；FA 与各种环境压力和种群个体质量（适合度）之间的关系乃当前进化生态学的研究热点，许多研究成果（Palmer and Strobeck，1986；Clarke，1987；Jones，1987；Leary and Allendorf，1989；Cuthill *et al.*，1993；Polak and Trivers，1994；Markow，1995；Palmer，1996；Mollor，1997）都发表在著名的学术刊物上，而国内这方面尚是空白。本文只是一个初步研究结果，希望能起抛砖引玉的作用，使国内更多的同行也参与到这方面的研究中来。

参 考 文 献（References）

Antipin MI，Imasheva AG，2001. Genetic variability and fluctuating asymmetry of morphological traits in *Drosophila melanogaster* reared on a pesticide-containing medium. *Russian Journal of Genetics*，37（3）：247－252.

Brich A，1997. Interactions between plant resistance genes，pest aphid populations and beneficial aphid predators. Scottish Crop Res. Inst. Ann. Rep. 68－72.

Chen FJ，2001. Effect of soil moisture on the growth，survival and reproduction of cotton bollworm，*Helicoverpa armigera*（Hübner）. MS thesis，Nanjing Agricultural University. 92 pp.［陈法军，2001. 蛹期土壤水分状况对棉铃虫生长发育和繁殖的影响. 南京农业大学硕士学位论文. 92 页］

Clarke GM，1987. Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in blowfly：a result of canalizing natural selection. *Nature*，325（22）：345－346.

Clarke GM，1992. Fluctuating asymmetry：a technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin. *Acta Zool. Fenn.*，191：31－35.

Clarke GM，1993. Patterns of development stability of *Chrysopa perla* L.（Neuroptera：Chrysopidae）in response to environmental pollution. *Environ. Ent.*，22：1 362－1 366.

Cui JJ，Xia JY，1999. Effects of transgenic Bt cotton on the population dynamics of natural enemies. *Acta Gossypii Sinica*，11（2）：84－91.［崔金杰，夏敬源，1999. 转 Bt 基因棉对天敌种群动态的影响. 棉花学报，11（2）：84－91］

Cui JJ，Xia JY，2000. Effects of transgenic Bt cotton R93-6 on the insect community. *Acta Entomologica Sinica*，43（1）：43－51.［崔金杰，夏敬源，2000. 麦套夏播转 Bt 基因棉 R93-6 对昆虫群落的影响. 昆虫学报，43（1）：43－51］

Cuthill IC，Witter MS，Swaddle JP，1993. Fluctuating asymmetry. *Nature*，363：217－218.

Dogan EB，Berry RE，Reed GL，Rossignol PA，1996. Biological parameters of convergent lady beetle（Coleoptera：Coccinellidae）feeding on aphids（Homoptera：Aphididae）on transgenic potato. *J. Econ. Ent.*，89（5）：1 105－1 108.

Dongen SV，Ellen S，Christer L，Erik M，1999. Heritability of tibia fluctuating asymmetry and developmental instability in the winter moth（*Operophtera brumata*）（Lepidoptera：Geometridae）. *Heredity*，82：535－542.

Fan XL，Meng XQ，Rui CH，2000. Relative fitness of Bt ICP-resistant population of *Helicoverpa armigera*（Hübner）. *Chinese Journal of Pesticide Science*，2（3）：35－38.［范贤林，孟香清，芮昌辉，2000. 抗 Bt 杀虫蛋白棉铃虫种群的相对适合度. 农药学学报，2（3）：35－38］

He DJ，Shen JL，Zhou WJ，Gao CF，2001. Using F_2 genetic method of iso-female lines to detect the frequency of resistance alleles to *Bacillus thuringiensis* toxin from transgenic Bt cotton in cotton bollworm（Lepidoptera：Noctuidae）. *Cotton Science*，13（2）：105－108.［何丹军，沈晋良，周威君，高聪芬，2001. 应用单雌系 F_2 代法检测棉铃虫对转 Bt 基因棉抗性等位基因的频率. 棉花学报，13（2）：105－108］

Hideki U，1994. Fluctuating asymmetry in relation to two fitness components，adult longevity and male mating success in a ladybird beetle，*Harmonia axyridis*（Coleoptera：Coccinellidae）. *Ecol. Ent.*，19：87－88.

Hilbeck A，1998. Effect of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea*（Neuroptera：Chrysopidae）. *Environ. Ent.*，27：480－487.

Jones JS，1987. An asymmetrical view of fitness. *Nature*，325（22）：298－299.

Leary RF，Allendorf FW，1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of

stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 214－217.

Liu XD, Zhai BP, Zhang XX, Cui JJ, 2002. The effect of transgenic cotton on fecundity and feeding behavior of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 25(3): 27－30.［刘向东，翟保平，张孝羲，崔金杰，2002. 转基因棉对棉蚜繁殖与取食行为的影响. 南京农业大学学报，25(3): 27－30］

Markow TA, 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu. Rev. Ent.*, 40: 105－120.

Meng FX, Sheng JL, Zhou WJ, Gao CF, 2000. Studies on bioassay methods for resistance of transgenic Bt cotton on the *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Journal of Nanjing Agricultural University*, 23(1): 109－113.［孟凤霞，沈晋良，周威君，高聪芬，2000. 转 Bt 基因棉对棉铃虫抗虫性测定方法的研究. 南京农业大学学报，23(1): 109－113］

Merja O, 1998. Male asymmetry and postcopulatory sexual selection in the fly *Dryomyza anilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42: 185－191.

Mollor AP, 1997. Developmental stability and fitness: a review. *Am. Nat.*, 149: 916－932.

Naugler CT, Leech SM, 1994. Fluctuating asymmetry and survival ability in the forest tent caterpillar moth *Malacosoma disstria*: implications for pest management. *Ent. Exp. Appl.*, 70: 295－298.

Palmer AR, 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow TA ed. Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications. Dordrecht: Kluwer. 335－364.

Palmer AR, 1996. Waltzing with asymmetry: is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step? *BioScience*, 46: 518－532.

Palmer AR, Strobeck C, 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 391－421.

Parsons PA, 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity*, 68: 361－364.

Polak M, Trivers R, 1994. The science of symmetry in biology. *Trends. Ecol. Evol.*, 9: 122－124.

Sarre S, Dearn JM, Georges A, 1994. The application of fluctuating asymmetry in the monitoring of animal populations. *Pacific Conservation Biology*, 1: 118－122.

SAS Institute, 2000. JMP® Statistics and Graphics Guide. Version 4. Cary, NC, USA. 634 pp.

Shu CE, Bai LX, Sun HW, Sun YW, 2001. Resistance development of cotton bollworm fed on transgenic cotton variety by continuous generations. *Chinese Journal of Biological Control*, 17(1): 1－5.［束春娥，柏立新，孙洪武，孙以文，2001. 棉铃虫多代连续取食转基因抗虫棉的抗性演变. 中国生物防治，17(1): 1－5］

Sönke H, Steve DW, 1998. The effects of carbaryl exposure of the penultimate larval instars of *Xathocnemis zealandica* on emergence and fluctuating asymmetry. *Ecotoxicology*, 7: 297－304.

Witter MS, Swaddle JP, 1994. Fluctuating asymmetries, competition and dominance. *Proc. R. Soc. Lond.* B, 256: 299－303.

Woods RE, Hercus MJ, Hoffmann AA, 1998. Estimating the heritability of fluctuating asymmetry in field *Drosophila*. *Evolution*, 52(3): 816－824.

Woods RE, Sgrò CM, Hercus MJ, Hoffmann AA, 2002. Fluctuating asymmetry, fecundity and development time in *Drosophila*: is there an association under optimal and stress condition? *J. Evol. Biol.*, 15: 146－157.

（责任编辑：袁德成）